



刘小岑,吴艳碧,田野,等. 干旱胁迫对不同品种生姜苗期生长发育的影响[J]. 南京农业大学学报,2024,47(5):843-853.

LIU Xiaocen, WU Yanbi, TIAN Ye, et al. Effects of drought stress on seedling growth and development of different ginger varieties [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2024, 47(5): 843-853.

干旱胁迫对不同品种生姜苗期生长发育的影响

刘小岑¹, 吴艳碧¹, 田野¹, 阳婷倩¹, 郭子涵¹, 孙冲^{1,2}, 刘奕清¹, 朱永兴^{1*}

(1.长江大学园艺园林学院/香辛作物研究院,湖北 荆州 434025;2.重庆文理学院园林与生命科学学院,重庆 永川 402160)

摘要: [目的] 本文旨在探究干旱胁迫对生姜苗期形态变化、光合特性及其他生理指标的影响,为生姜耐旱机制研究及耐旱品种选育提供参考。[方法] 以华北、华中、西南生姜主产区的5个主栽品种‘山东大姜’‘凤头姜’‘竹根姜’‘罗平小黄姜’和‘贵州小黄姜’为试验材料,通过250 g·L⁻¹ PEG-6000溶液模拟干旱胁迫,设置正常水分处理(CK)和干旱处理(DS),测定不同处理15 d时不同品种生姜叶片水分含量、叶片水势、光合作用、气孔表型、叶绿素含量等生长和生理指标,并采用石蜡切片法观察生姜茎部木质素沉积。[结果] 与CK相比,干旱处理15 d各品种生姜叶片均有不同程度的卷曲发黄;叶片自由水含量(FWC)、相对含水量(RWC)及总含水量(TWC)显著下降,‘山东大姜’束缚水含量(BWC)升高,其余4个品种BWC显著降低;各品种生姜叶片水势显著下降,‘凤头姜’降幅最大;此外,叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)下降,气孔长度和宽度减小,保卫细胞长度和宽度无显著变化;5个品种中‘罗平小黄姜’光合指标受影响最大,其中 G_s 和 T_r 分别下降了100%、93.84%。‘山东大姜’叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)和总叶绿素a+b(Chla+b)含量均下降但不显著,其他4个品种则显著下降;类胡萝卜素(Car)含量在‘山东大姜’中增加,但不显著,在其他4个品种中显著下降;在干旱处理后,‘山东大姜’和‘罗平小黄姜’茎秆木质素沉积量增加。[结论] 干旱胁迫影响生姜苗期生长发育,且不同生姜品种耐旱性存在差异,5个生姜品种的耐旱性从强到弱排序:‘山东大姜’‘凤头姜’‘贵州小黄姜’‘竹根姜’‘罗平小黄姜’。‘山东大姜’耐旱性较强,可用于进一步的生姜抗旱分子机制解析和抗旱育种优质种质材料创制。

关键词: 生姜;干旱胁迫;光合特性;生理响应

中图分类号: S632.5

文献标志码: A

文章编号: 1000-2030(2024)05-0843-11

Effects of drought stress on seedling growth and development of different ginger varieties

LIU Xiaocen¹, WU Yanbi¹, TIAN Ye¹, YANG Tingqian¹, GUO Zihan¹,
SUN Chong^{1,2}, LIU Yiqing¹, ZHU Yongxing^{1*}

(1. College of Horticulture and Gardening/Spicy Crops Research Institute, Yangtze University, Jingzhou 434025, China;

2. School of Landscape and Life Sciences, Chongqing University of Arts and Sciences, Yongchuan 402160, China)

Abstract: [Objectives] This study aimed to explore the effects of drought stress on morphological changes, photosynthetic characteristics and other physiological indexes of ginger at seedling stage, and to provide reference for the study of drought tolerance mechanism and the selection of drought-tolerant varieties of ginger. [Methods] Five main varieties (‘Shandongdajiang’, ‘Fengtoujiang’, ‘Zhugenjiang’, ‘Luopingxiaohuangjiang’ and ‘Guizhouxiaohuangjiang’) were selected as test materials from the main ginger producing areas of North China, Central China and Southwest China. Drought stress was simulated by 250 g·L⁻¹ PEG-6000 solution, normal water treatment (CK) and drought treatment (DS) was set to determine the growth and physiological indexes such as leaf moisture content, leaf water potential, photosynthesis, stomatal phenotype, chlorophyll content and other growth and physiological indexes of different varieties of ginger under different treatments at 15 days, and the lignin deposition of ginger stems was observed by paraffin sectioning method. [Results] Compared with CK, the leaves of various ginger varieties had different degrees of curly yellowness at 15 days of drought treatment. The free water content (FWC), relative water content (RWC) and total water content (TWC) of leaves decreased significantly, the content of bound water (BWC) of ‘Shandongdajiang’ increased, and the BWC content of the remaining four varieties decreased significantly. The water potential of the leaves of various varieties of ginger decreased significantly, and the ‘Fengtoujiang’ decreased the most. In addition, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentration (C_i), transpiration rate (T_r) of leaves decreased, the length and width of the stomata decreased, and the length and width of guard cells did not change significantly. Among the five varieties, the photosynthetic index of ‘Luopingxiaohuangjiang’ was the most affected, and the stomatal

收稿日期: 2023-11-03

基金项目: 湖北省国际科技合作计划项目(2024EHB559); 湖北省自然科学基金项目(2023AFB1001); 湖北省重点研发计划项目(2022BBA0061); 长江大学大学生创新创业训练计划项目(YZ2023357)

*通信作者: 朱永兴, 副教授, 主要从事蔬菜生理生态研究, E-mail: xbnlzyx@163.com。

conductance and transpiration rate decreased by 100% and 93.84%, respectively. The contents of chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb) and total chlorophyll a+b (Chla+b) decreased but not significantly, while the content of carotenoid (Car) increased in 'Shandongdajiang' but not significantly, and decreased significantly in the other four varieties. After drought treatment, the amount of stem lignin deposition increased in 'Shandongdajiang' and 'Luopingxiaohuangjiang'. [Conclusions] Drought stress affected the growth and development of ginger seedlings, and there were differences in drought tolerance among different ginger varieties. The drought tolerance of the five ginger varieties was ranked from strong to weak as follows: 'Shandongdajiang' 'Fengtoujiang' 'Guizhouxiaohuangjiang' 'Zhugenjiang' 'Luopingxiaohuangjiang'. 'Shandongdajiang' had strong drought tolerance, which could be used for further analysis of the molecular mechanism of drought resistance and creation of drought resistance breeding high-quality germplasm materials.

Keywords: ginger; drought stress; photosynthetic characteristics; physiological response

干旱在全球范围内日益严重,干旱胁迫是影响植物生长发育的主要非生物胁迫之一,也是导致作物减产的重要因素^[1]。植物叶片是最易受到外界环境影响的器官之一,能够直接反映植物对环境变化的适应性^[2]。干旱条件下,菊花通过降低叶片含水量来响应干旱胁迫^[3]。生姜受到干旱胁迫叶片含水量下降,叶绿素含量显著下降,而持续的干旱胁迫会对叶绿体等细胞器造成伤害,严重影响了叶片的光能吸收和转化能力^[4]。研究表明,干旱胁迫往往引起植物气孔开度降低,二氧化碳供应受阻,胞间 CO₂ 浓度降低,净光合速率下降,影响作物产量^[5]。

生姜(*Zingiber officinale* Roscoe)是姜科姜属多年生草本植物,起源于亚洲热带和亚热带地区,富含辛辣和芳香成分,具有很高的食用和药用价值。我国生姜种质资源丰富,栽培面积、生产总量、出口量均为世界第一^[6]。生姜整个生长发育阶段对土壤水分要求严格,在幼苗期生姜根系较少,水分吸收能力有限,遭受干旱会导致幼苗发育不良,植株矮小,出现“挽辮子”现象,进而使品质下降、产量降低^[7]。生姜旺盛生长期对水分的需求较高,但该时期处于高温季节,若遇干旱则影响生姜植株生长,生姜叶片表现出明显卷曲、变黄甚至枯萎的迹象^[8]。选育抗旱品种是解决生姜干旱胁迫的有效措施之一,但目前关于生姜在干旱胁迫下的形态变化及生理响应机制尚不清楚,不利于生姜耐旱性种质资源的筛选。因此,本研究以我国生姜主产区的5个主栽品种为研究对象,使用 250 g·L⁻¹ PEG-6000 溶液模拟干旱胁迫,通过抗旱表型观察与生理生化指标测定,研究干旱对不同品种生姜生长发育的影响,为生姜抗旱育种和抗旱基础理论研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试生姜材料为华北、华中、西南生姜主产区的5个主栽品种‘山东大姜’(SD)、“凤头姜”(FT)、“竹根姜”(ZG)、“罗平小黄姜”(LP)和“贵州小黄姜”(GZ),由长江大学香辛作物研究院收集保存。

1.2 试验方法

试验于2021年4月在湖北省荆州市长江大学西校区玻璃温室(温度26℃、光照度约10000 lx、湿度70%~80%、自然光照时间12~14 h)进行。挑选健康饱满且大小基本一致的种姜,统一催芽后种植于上径、底径、高分别为24、20、27 cm的底部带孔花盆中,每个花盆中放置一块姜种,种植基质为园土、椰糠和珍珠岩(体积比为6:3:1)的混合基质。当生姜幼苗长至高度约60 cm时,选取健康且长势一致的植株进行处理。每个品种设置2个处理:正常水分处理(对照,CK)和干旱处理(DS)。CK:正常水分管理,采用称重法^[9]控制土壤含水量,使土壤含水量为田间最大持水量的75%,即每天18:00对花盆称重,计算补水量,对于未达到土壤水分要求的及时补水;DS:使用本实验室前期筛选最佳浓度250 g·L⁻¹ PEG-6000模拟干旱胁迫,每盆施加350 mL 250 g·L⁻¹ PEG-6000溶液浇透且溶液未溢出,每处理3次重复,每重复10株。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片形态观察 干旱处理15 d时大部分生姜植株出现不同程度干旱症状(叶片萎蔫或枯黄),但尚未致死,因此选定干旱15 d时各项指标进行测定。对干旱处理15 d的植株叶片进行拍照记录,统计叶片面积及叶片黄化面积。

1.3.2 叶片水分含量及水势测定 选取干旱处理15 d的生姜幼苗植株中部叶片,采用称重法^[10]测定水分含量。采用压力室法^[11]测定叶片水势,将新切下的成熟功能叶(带叶柄)迅速插进 Model 1501D 型压力

室(PMS Instrument Company,美国)橡胶塞孔隙中,使切口露出密封圈约几毫米以便于观察,确认密封性良好之后,旋转压力控制阀,以每秒0.05 MPa缓慢加压。当切口出现水膜时立即停止加压,记录此时的压力值,计算组织水势(MPa) = $-0.01 \times$ 压力值。

1.3.3 叶片光合参数测定 处理15 d时,于无风晴朗日09:00—11:00对不同品种、不同处理的生姜幼苗叶片进行光合参数测定。采用Yaxin-1102便携式光合蒸腾仪(北京雅欣理仪科技有限公司)测定叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)。

1.3.4 叶片气孔形态及叶绿素含量测定 参照郭燕等^[12]指甲油印迹法测定气孔形态,步骤如下:取生姜从顶端往下数第3片完全展开叶,在生姜叶片背面均匀刷一层薄薄的指甲油,待指甲油晾干后,用镊子轻轻撕下油膜,放置于滴有蒸馏水的载玻片上,在显微镜下统计气孔长度和宽度。采用分光光度法^[13]测定叶绿素含量,选取完全展开的生姜叶片用蒸馏水清洗干净,称取0.1 g放入10 mL离心管中,加入10 mL 96%(体积分数)乙醇溶液,黑暗条件下放置24 h,期间多次摇动,待叶片组织完全褪色后使用紫外分光光度计分别测定665、649、470 nm处的吸光值。

1.3.5 木质素沉积观察 参照吴丽君等^[14]的方法,取干旱处理15 d的生姜茎基部制备石蜡切片,观察木质素沉积。

1.4 数据分析

使用Microsoft Excel 2010软件对试验数据进行记录、整理,采用SPSS 26.0软件进行统计分析,差异显著性检验采用Duncan's新复极差法,用Graphpad Prism 9.0绘图。

主要指标计算如下:

1)耐旱系数:耐旱系数(X_j) = 处理测定值/对照测定值 $\times 100\%$ 。

2)主成分分析:对单项指标的耐旱系数(X_j)进行主成分分析,将其转换为新的独立综合指标。

3)隶属函数分析:

$$U(X_j) = (X_j - X_{j\min}) / (X_{j\max} - X_{j\min}),$$

式中: X_j 为第 j 个综合指标; $X_{j\min}$ 为第 j 个综合指标的最小值; $X_{j\max}$ 为第 j 个综合指标的最大值。

4)权重:

$$W_j = P_j / \sum_{i=1}^n P_i,$$

式中: W_j 为第 j 个综合指标在所有综合指标中的权重; P_j 为各品种第 j 个综合指标的贡献率。

5)综合评价价值(D)^[15-16]:

$$D = \sum_{i=1}^n [U(X_j) \cdot W_j].$$

为研究抗旱性与其他指标的关联度,采用灰色关联度分析法,将原始测定值进行无量纲化处理,再计算抗旱性与其他指标的关联度并排序^[17]。

6)无量纲化处理值:

$$X_j(k) = [X'_j(k) - X'_j] / S_j,$$

式中: X_j 为原始测定值; $X_j(k)$ 为无量纲化处理后的数值; X'_j 为某一性状的平均值; S_j 为某一性状的标准差。

7)关联系数 $[\xi_j(k)]$:

$$\xi_j(k) = \frac{[\Delta j(k)_{\min} + \rho \Delta j(k)_{\max}]}{[\Delta j(k) + \rho \Delta j(k)_{\max}]},$$

式中: ρ 为分辨系数($0 < \rho < 1$,本研究取0.5); $\Delta j(k)$ 为差序列; $\Delta j(k)_{\min}$ 为两级差最小值; $\Delta j(k)_{\max}$ 为两级差最大值。

8)关联度(r_j):

$$r_j = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \xi_j(k).$$

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对不同品种生姜叶片形态的影响

如图1所示:干旱处理15 d时,5个生姜品种叶片形态变化差异明显。‘贵州小黄姜’多数叶尖黄化;

‘罗平小黄姜’大多数叶尖卷曲枯死严重;‘山东大姜’少数叶尖轻微黄化,叶片其他部分保持正常状态;‘凤头姜’和‘竹根姜’小部分叶片黄化、卷曲。由表1可见:干旱胁迫对‘罗平小黄姜’叶片面积影响较大,与正常水分处理(CK)相比显著下降了8.67%;‘贵州小黄姜’‘山东大姜’‘凤头姜’和‘竹根姜’分别下降了6.25%、3.4%、5.21%、5.41%,但差异均不显著。‘贵州小黄姜’‘罗平小黄姜’‘山东大姜’‘凤头姜’和‘竹根姜’叶片黄化面积均显著升高,叶片黄化比例与CK相比均显著升高。这说明干旱胁迫下‘山东大姜’叶片形态受影响较小,‘罗平小黄姜’叶片形态受影响较大。

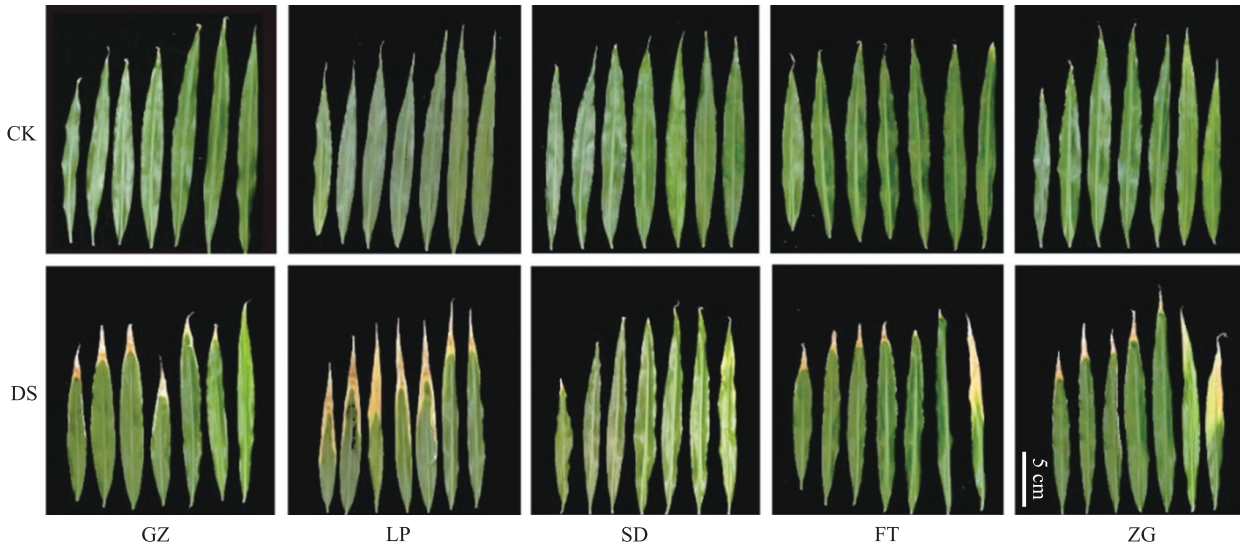


图1 干旱胁迫对不同品种生姜叶片形态的影响

Fig. 1 Effect of drought stress on leaf morphology of different varieties of ginger

CK: 正常水分处理 Normal water treatment; DS: 干旱处理 Drought treatment. GZ: 贵州小黄姜 Guizhouxiaohuangjiang; LP: 罗平小黄姜 Luopingxiaohuangjiang; SD: 山东大姜 Shandongdajiang; FT: 凤头姜 Fengtoujiang; ZG: 竹根姜 Zhugenjiang. 下同 The same below.

表1 干旱胁迫对不同品种生姜叶片黄化面积的影响

Table 1 Effects of drought stress on leaf yellowing area of different varieties of ginger

品种 Variety	处理 Treatment	叶片面积/mm ² Leaf area	叶片黄化面积/mm ² Leaf yellowing area	叶片黄化比例/% Leaf yellowing ratio
GZ	CK	2 267.64±94.84 ^a	14.50±5.03 ^b	0.63±0.02 ^b
	DS	2 125.92±88.61 ^a	183.16±3.25 ^a	7.99±0.08 ^a
LP	CK	1 839.55±108.19 ^a	11.45±2.54 ^b	0.62±0.02 ^b
	DS	1 680.01±126.92 ^b	529.21±81.33 ^a	32.28±1.13 ^a
SD	CK	2 228.61±158.22 ^a	9.79±2.11 ^b	0.45±0.02 ^a
	DS	2 152.80±154.20 ^a	10.78±1.73 ^a	0.52±0.02 ^a
FT	CK	2 072.05±91.00 ^a	13.80±4.20 ^b	0.68±0.04 ^b
	DS	1 964.11±141.59 ^a	90.65±13.69 ^a	4.70±0.06 ^a
ZG	CK	1 792.92±98.54 ^a	12.46±3.09 ^b	0.70±0.02 ^b
	DS	1 695.98±84.16 ^a	108.48±39.71 ^a	6.31±0.04 ^a

注:不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same variety ($P<0.05$). The same below.

2.2 干旱胁迫对生姜水分含量的影响

由表2可知:相较于CK,干旱处理后‘竹根姜’自由水含量(FWC)、束缚水含量(BWC)、总含水量(TWC)分别显著下降了11.69%、9.15%、10.03%,相对含水量(RWC)下降但不显著;而‘罗平小黄姜’叶片FWC、TWC和RWC均显著下降,且降幅最大,分别为48.44%、12.44%、17.72%,BWC含量下降但不显著;‘贵州小黄姜’和‘凤头姜’的FWC、TWC和RWC均显著下降,而BWC下降均不显著。与CK相比,‘山东大姜’FWC显著下降了37.59%,TWC和RWC下降但不显著,而BWC含量显著上升了6.64%。

表 2 干旱胁迫对不同品种生姜水分含量的影响

Table 2 Effects of drought stress on water content of different varieties of ginger

品种 Variety	处理 Treatment	自由水含量/(g·g ⁻¹) Free water content(FWC)	束缚水含量/(g·g ⁻¹) Bound water content(BWC)	总含水量/(g·g ⁻¹) Total water content(TWC)	相对含水量/% Relative water content(RWC)
GZ	CK	2.03±0.03 ^a	3.95±0.21 ^a	5.98±0.28 ^a	96.63±1.62 ^a
	DS	1.59±0.23 ^b	3.84±0.21 ^a	5.43±0.47 ^b	87.47±4.22 ^b
LP	CK	1.92±0.18 ^a	3.87±0.28 ^a	5.79±0.17 ^a	97.75±1.68 ^a
	DS	0.99±0.17 ^b	4.08±0.12 ^a	5.07±0.05 ^b	80.44±3.93 ^b
SD	CK	2.66±0.06 ^a	4.22±0.06 ^b	6.88±0.31 ^a	96.67±0.13 ^a
	DS	2.25±0.17 ^b	4.50±0.40 ^a	6.75±0.08 ^a	95.00±0.02 ^a
FT	CK	2.09±0.06 ^a	4.82±0.34 ^a	6.91±0.35 ^a	97.52±0.56 ^a
	DS	1.69±0.10 ^b	4.77±0.13 ^a	6.46±0.22 ^b	94.80±1.04 ^b
ZG	CK	2.31±0.13 ^a	4.37±0.14 ^a	6.68±0.02 ^a	90.04±0.75 ^a
	DS	2.04±0.12 ^b	3.97±0.33 ^b	6.01±0.21 ^b	88.26±2.08 ^a

2.3 干旱胁迫对生姜叶片水势的影响

由图 2 可知:在正常水分条件下,‘山东大姜’叶片水势显著高于其他品种,‘贵州小黄姜’和‘罗平小黄姜’叶片水势无显著差异。与 CK 相比,干旱处理后‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’‘竹根姜’和‘山东大姜’的叶片水势分别显著下降了 31.03%、95.59%、62.15%、42.49%、89.02%。干旱胁迫使各生姜品种叶片水势下降,5 个品种中,‘凤头姜’叶片水势下降幅度最大,‘贵州小黄姜’叶片水势下降幅度最小。

2.4 干旱胁迫对生姜光合作用的影响

由表 3 可见:在干旱胁迫下各品种生姜叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 均较 CK 显著下降。‘山东大姜’在 CK 和干旱处理下均保持较高的 P_n , 分别为 8.42、5.07 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 且降幅均最小。‘罗平小黄姜’的 G_s 和 T_r 在干旱处理后降幅最大, 分别下降了 100%、93.84%。‘竹根姜’在 CK 和干旱处理下 G_s 、 C_i 和 T_r 均处于较低水平。‘贵州小黄姜’与‘凤头姜’在干旱处理后 G_s 和 C_i 都较为相似, 但‘凤头姜’的 C_i 降幅最小, 为 31.59%。

表 3 干旱胁迫对不同品种生姜光合作用参数的影响

Table 3 Effect of drought stress on photosynthesis parameters in different varieties of ginger

品种 Variety	处理 Treatment	P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	G_s /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	C_i /($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	T_r /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
GZ	CK	6.44±0.27 ^a	0.08±0.01 ^a	287.44±16.67 ^a	1.67±0.13 ^a
	DS	2.94±0.34 ^b	0.02±0.00 ^b	184.11±15.82 ^b	0.36±0.04 ^b
LP	CK	7.91±0.38 ^a	0.10±0.01 ^a	286.00±11.78 ^a	2.11±0.14 ^a
	DS	0.97±0.15 ^b	0.00±0.00 ^b	145.90±12.49 ^b	0.13±0.02 ^b
SD	CK	8.42±0.37 ^a	0.19±0.03 ^a	347.35±12.62 ^a	2.36±0.34 ^a
	DS	5.07±0.05 ^b	0.03±0.00 ^b	171.25±8.53 ^b	0.59±0.07 ^b
FT	CK	6.65±0.33 ^a	0.07±0.00 ^a	277.58±5.25 ^a	1.44±0.07 ^a
	DS	3.35±0.12 ^b	0.02±0.00 ^b	189.89±19.94 ^b	0.45±0.04 ^b
ZG	CK	4.28±0.13 ^a	0.04±0.00 ^a	256.11±16.52 ^a	0.94±0.05 ^a
	DS	1.07±0.20 ^b	0.01±0.00 ^b	133.90±17.59 ^b	0.17±0.01 ^b

2.5 干旱胁迫对生姜气孔表型的影响

由表 4 可知:与 CK 相比,干旱处理后‘罗平小黄姜’的气孔长显著下降 25.96%, 其余 4 个品种的气孔长均无显著差异;‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’‘竹根姜’和‘山东大姜’的气孔宽分别显著下降 23.90%、27.03%、49.58%、4.06%、16.79%; 5 个品种的细胞长及细胞宽均有所下降, 但不显著。表明干旱处

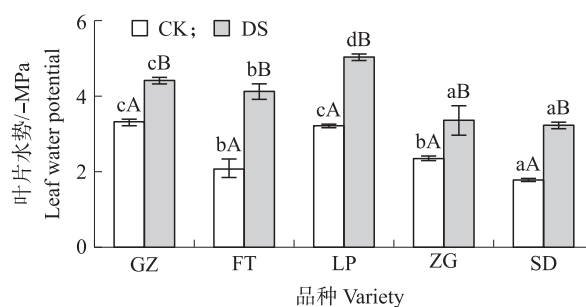


图 2 干旱胁迫对不同品种生姜水势的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on leaf water potential of different varieties of ginger

不同小写字母表示同一处理不同品种间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences among different varieties in the same treatment ($P < 0.05$), different uppercase letters indicate significant differences among different treatments of the same variety ($P < 0.05$).

理对各品种的气孔表型均有影响,‘竹根姜’受干旱影响最小,‘罗平小黄姜’受干旱影响最大。

表 4 干旱胁迫对不同品种生姜气孔表型的影响

Table 4 Effect of drought stress on stomatal phenotype in different varieties of ginger

品种 Variety	处理 Treatment	气孔长 Stomatal length	气孔宽 Stomatal width	细胞长 Cell length	细胞宽 Cell width
GZ	CK	18.04±0.99 ^a	5.23±0.65 ^a	34.41±2.13 ^a	26.98±0.80 ^a
	DS	17.80±0.86 ^a	3.98±0.37 ^b	32.24±1.33 ^a	25.39±1.55 ^a
LP	CK	26.39±2.28 ^b	7.14±1.01 ^a	37.86±4.79 ^a	31.34±2.29 ^a
	DS	19.54±1.90 ^a	3.60±0.52 ^b	35.95±2.34 ^a	30.58±2.88 ^a
SD	CK	18.16±0.96 ^a	5.18±0.75 ^a	33.78±1.28 ^a	27.07±1.87 ^a
	DS	17.67±1.11 ^a	4.31±0.59 ^b	33.69±1.93 ^a	25.93±2.17 ^a
FT	CK	27.75±1.07 ^a	6.14±1.08 ^a	44.14±2.10 ^a	35.34±1.64 ^a
	DS	25.41±2.38 ^a	4.48±0.99 ^b	43.45±6.30 ^a	34.23±3.25 ^a
ZG	CK	28.98±2.40 ^a	5.66±1.13 ^a	45.82±1.91 ^a	33.11±2.60 ^a
	DS	26.10±1.19 ^a	5.43±0.96 ^a	43.30±2.51 ^a	31.20±1.50 ^a

2.6 干旱胁迫对生姜叶绿素含量的影响

由表 5 可知:与对照相比,干旱处理后‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’和‘竹根姜’叶绿素 a (Chla) 含量分别显著降低 15.13%、14.00%、39.65%、13.82%,‘山东大姜’Chla 含量下降但不显著;‘凤头姜’和‘罗平小黄姜’叶绿素 b (Chlb) 含量分别显著降低 11.50%、28.82%,‘山东大姜’‘贵州小黄姜’和‘竹根姜’Chlb 含量降低不显著;‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’和‘竹根姜’Chla+b 含量分别显著降低 12.86%、13.14%、36.25%、11.21%,‘山东大姜’Chla+b 含量降低不显著;‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’和‘竹根姜’类胡萝卜素 (Car) 含量分别显著降低了 16.67%、14.58%、46.27%、23.86%,‘山东大姜’Car 含量变化不显著。

表 5 干旱胁迫对不同品种生姜叶绿素含量的影响

Table 5 Effect of drought stress on chlorophyll content in different varieties of ginger

品种 Variety	处理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a (Chla) content	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b (Chlb) content	叶绿素 a+b 含量 Chlorophyll a+b (Chla+b) content	类胡萝卜素含量 Carotenoid (Car) content
GZ	CK	5.09±0.17 ^a	2.14±0.03 ^a	7.23±0.20 ^a	0.90±0.03 ^a
	DS	4.32±0.13 ^b	1.98±0.12 ^a	6.30±0.25 ^b	0.75±0.00 ^b
LP	CK	4.01±0.13 ^a	1.70±0.07 ^a	5.71±0.21 ^a	0.67±0.01 ^a
	DS	2.42±0.12 ^b	1.21±0.08 ^b	3.64±0.19 ^b	0.36±0.02 ^b
SD	CK	4.38±0.18 ^a	1.95±0.04 ^a	6.33±0.20 ^a	0.71±0.05 ^a
	DS	4.23±0.08 ^a	1.84±0.07 ^a	6.08±0.14 ^a	0.74±0.01 ^a
FT	CK	5.50±0.10 ^a	2.26±0.03 ^a	7.76±0.13 ^a	0.96±0.04 ^a
	DS	4.73±0.05 ^b	2.00±0.09 ^b	6.74±0.14 ^b	0.82±0.02 ^b
ZG	CK	4.56±0.33 ^a	1.95±0.10 ^a	6.51±0.38 ^a	0.88±0.11 ^a
	DS	3.93±0.08 ^b	1.85±0.09 ^a	5.78±0.16 ^b	0.67±0.01 ^b

2.7 干旱胁迫对生姜茎秆木质素沉积的影响

通过对前期结果分析,选取受干旱影响最小及最大的 2 个品种‘山东大姜’和‘罗平小黄姜’,观察干旱处理后木质素积累情况。由图 3 可见:正常水分条件下,‘山东大姜’和‘罗平小黄姜’的木质部染色深度接近;与 CK 相比,干旱处理后‘山东大姜’的红色染色范围增加,木质素沉积量增多,而‘罗平小黄姜’红色染色范围增加不明显。

2.8 隶属函数法对不同品种生姜的耐旱性综合评价

对 5 个品种生姜苗期干旱胁迫下的 18 个指标进行主成分分析,结果(表 6)表明,前 3 个主成分的特征值分别是 11.487、3.958、1.729,贡献率分别为 63.817%、21.986%、9.606%,累积贡献率达 95.409%。决定第 1 主成分的主要是叶片黄化比例、FWC、RWC、气孔长、Chla 含量、Chlb 含量和 Chla+b 含量等指标,决定第 2 主成分的主要是 BWC、TWC、水势、 P_n 、细胞长、细胞宽等指标,决定第 3 主成分的主要是 G_s 、 C_i 、 T_r 、气孔宽和 Car 含量等指标。根据综合评价公式求出 5 个品种的 D 值, D 值越大,则品种耐旱性越强。5 个生姜品种耐旱性由强到弱排序为‘山东大姜’‘凤头姜’‘贵州小黄姜’‘竹根姜’‘罗平小黄姜’(表 7)。

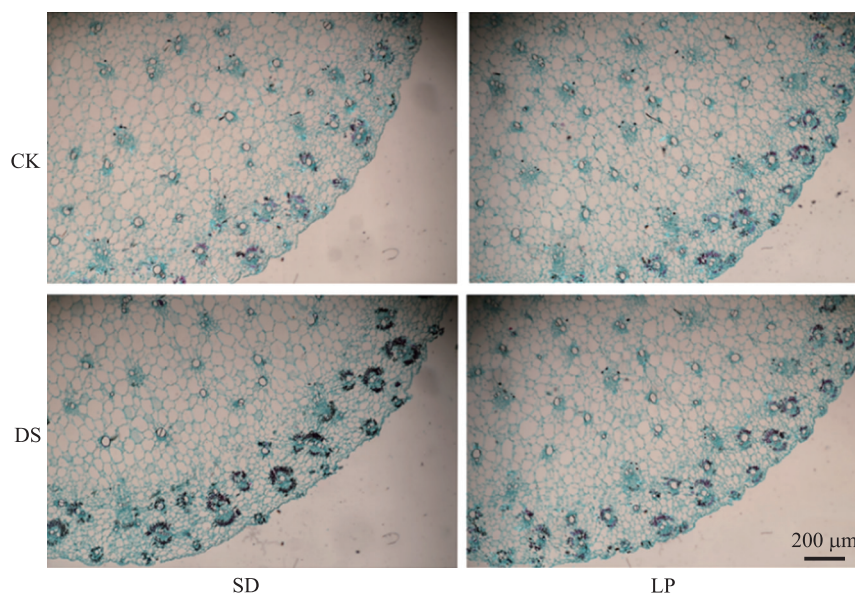


图 3 干旱胁迫下生姜茎部木质素沉积观察

Fig. 3 Observation of lignin deposition of ginger stems under drought stress

表 6 各综合指标的系数及贡献率

Table 6 Coefficients of comprehensive indexes and contribution rate

指标 Index	主成分 Principal component		
	PC1	PC2	PC3
叶片黄化比例 Leaf yellowing ratio	-0.087	0.006	-0.004
FWC	0.083	-0.060	-0.031
BWC	-0.027	0.214	-0.175
TWC	0.067	0.147	-0.146
RWC	0.081	0.002	-0.037
水势 Water potential	0.018	0.224	0.196
P_n	0.073	0.110	0.040
G_s	0.071	-0.081	0.269
C_i	0.024	-0.004	0.544
T_r	0.077	0.069	0.222
气孔长 Stomatal length	0.081	-0.023	0.011
气孔宽 Stomatal width	0.071	-0.113	-0.148
细胞长 Cell length	0.040	0.214	-0.070
细胞宽 Cell width	-0.049	0.194	0.100
Chla	0.086	0.009	-0.082
Chlb	0.083	-0.072	-0.068
Chla+b	0.086	-0.006	-0.085
Car	0.080	0.077	-0.104
特征值 Eigenvalue	11.487	3.958	1.729
贡献率/% Contribution rate	63.817	21.986	9.606
累积贡献率/% Cumulative contribution rate	63.817	85.804	95.409

表 7 各品种的综合指标值、权重、 $U(X_j)$ 、 D 值及耐旱性排序

Table 7 Comprehensive index value, weight, $U(X_j)$, D value and ranking of drought tolerance of each variety

品种 Variety	X_1	X_2	X_3	$U(X_1)$	$U(X_2)$	$U(X_3)$	D 值 D value	排序 Ranking
GZ	0.229	-0.773	0.479	0.777	0.232	0.644	0.638	3
LP	-1.745	0.332	-0.208	0.000	0.710	0.384	0.202	5
SD	0.791	1.007	-1.223	1.000	1.000	0.000	0.898	1
FT	0.442	0.746	1.419	0.861	0.888	1.000	0.881	2
ZG	0.282	-1.312	-0.467	0.798	0.000	0.286	0.563	4
权重 Weight				0.669	0.230	0.101		

注: X_1 、 X_2 和 X_3 分别是根据主成分分析的 3 个综合指标的耐旱系数; $U(X_1)$ 、 $U(X_2)$ 、 $U(X_3)$ 是对应计算的抗旱隶属函数值; D 值为抗旱性度量值。

Note: X_1 , X_2 and X_3 are the drought tolerance coefficients of the three comprehensive indicators based on principal component analysis, respectively; $U(X_1)$, $U(X_2)$ and $U(X_3)$ are the corresponding calculated drought resistance membership function values; D value is the drought resistance measure.

根据公式计算各性状指标与抗旱性之间的关联系数及关联度,结果见表 8 和表 9。生姜苗期干旱胁迫下 G_s 与抗旱性关联度最大,为 0.750 4,其次为 P_n (0.721 0)、叶片黄化比例(0.699 2)。各性状指标与抗旱性的关联度由大到小顺序为 G_s 、 P_n 、叶片黄化比例、 C_i 、 T_r 、气孔长、Chlb 含量、Car 含量、Chla 含量、Chla+b 含量、FWC、气孔宽、TWC、细胞宽、BWC、细胞长、RWC、水势。

表 8 各性状指标与抗旱性的关联系数矩阵

Table 8 Correlation coefficient matrix between each trait index and drought resistance

品种 Variety	叶片黄化比例 Leaf yellowing ratio	FWC	BWC	TWC	RWC	水势 Water potential	P_n	G_s	C_i	T_r
GZ	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4
LP	0.333 3	0.757 2	0.654 3	0.680 4	0.693 1	0.640 2	0.884 3	1.000 0	0.720 5	0.877 8
SD	0.957 5	0.655 3	0.651 7	0.655 1	0.654 1	0.610 3	0.608 8	0.764 7	0.727 3	0.639 0
FT	0.790 2	0.665 4	0.668 5	0.666 0	0.656 5	0.580 0	0.650 4	0.642 4	0.657 8	0.586 1
ZG	0.742 8	0.645 5	0.687 2	0.674 4	0.654 6	0.680 5	0.789 4	0.672 4	0.715 5	0.709 9

品种 Variety	气孔长 Stomatal length	气孔宽 Stomatal width	细胞长 Cell length	细胞宽 Cell width	Chla	Chlb	Chla+b	Car
GZ	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4	0.672 4
LP	0.732 3	0.756 0	0.669 5	0.664 4	0.745 3	0.727 4	0.737 2	0.761 0
SD	0.675 5	0.652 5	0.658 5	0.668 5	0.646 5	0.668 1	0.650 6	0.621 4
FT	0.688 6	0.681 6	0.661 4	0.666 0	0.672 5	0.682 1	0.673 1	0.666 9
ZG	0.692 2	0.619 5	0.670 5	0.672 1	0.672 1	0.666 9	0.668 3	0.692 0

表 9 生姜苗期干旱胁迫下各性状与抗旱性的关联度及排序

Table 9 Correlation degree and ranking between various traits and drought resistance under drought stress at ginger seedling stage

项目 Item	叶片黄化比例 Leaf yellowing ratio	FWC	BWC	TWC	RWC	水势 Water potential	P_n	G_s	C_i	T_r
关联度 Correlation degree	0.699 2	0.679 1	0.666 8	0.669 7	0.666 1	0.636 7	0.721 0	0.750 4	0.698 7	0.697 0
排序 Ranking	3	11	15	13	17	18	2	1	4	5

项目 Item	气孔长 Stomatal length	气孔宽 Stomatal width	细胞长 Cell length	细胞宽 Cell width	Chla	Chlb	Chla+b	Car
关联度 Correlation degree	0.692 2	0.676 4	0.666 5	0.668 7	0.681 8	0.683 4	0.680 3	0.682 7
排序 Ranking	6	12	16	14	9	7	10	8

3 讨论

水分是植物维持生长发育的必要条件之一,当植物因缺水遭受干旱胁迫时,会表现出叶片下垂、萎蔫、失绿等受旱现象。研究表明,干旱导致玉米叶片上表皮失水,细胞膨压下降,叶片发生卷曲^[18]。本研究中,干旱胁迫下 5 个品种生姜叶片正常生长受到抑制,茎叶发黄枯萎,相较于 CK,干旱处理后‘罗平小黄姜’叶片卷曲枯死严重,黄化比例高达 32.28%,叶片形态受影响最大;‘山东大姜’叶片仅少数叶尖轻微黄化,黄化比例 0.52%,受影响最小。

RWC 可以反映叶片水分情况,在受到干旱胁迫时能作为判断植物保水能力的重要指标之一^[19]。张健龙等^[20]研究表明,干旱胁迫下有 3 个小麦品种叶片 RWC 显著下降,另有耐旱性较强的 2 个小麦品种 RWC 依旧保持较高水平,表明 RWC 可作为抗旱性评价的重要生理指标。本研究发现,相较于 CK,干旱胁迫下‘凤头姜’‘竹根姜’‘罗平小黄姜’‘贵州小黄姜’叶片的 RWC 均显著下降,而‘山东大姜’叶片 RWC 无明显差异。叶片水势是反映植物体内水分亏缺的生理指标之一,干旱胁迫下植物可以通过降低叶片水势来提高吸水能力,从而维持植物正常生长^[21]。尹启琳等^[22]研究表明,干旱胁迫下 6 个小麦品种叶片水势均降低,其中抗旱能力强的品种‘洛旱 2 号’水势降幅最小。本研究中,干旱胁迫下 5 个生姜品种的叶片水势均显著下降,其中‘凤头姜’叶片水势降幅最大,下降了 95.59%,‘贵州小黄姜’叶片水势下降幅度最小。

光合作用是植物能量代谢的重要途径,贯穿了植物生长的整个过程,植物的光合速率受多种因素影响^[23]。干旱胁迫影响光合作用的方式可分为气孔限制和非气孔限制^[24]。气孔限制表现为 G_s 下降,进入

叶片的 CO_2 相应减少, C_i 下降, 从而导致光合作用受到抑制, P_n 降低; 若植物 P_n 、 G_s 下降, 而 C_i 升高则是非气孔限制因素影响光合作用^[25]。本研究中, 5 个生姜品种叶片气孔开度均显著下降, 且叶片的 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 均下降, 表明影响生姜光合作用的因素为气孔限制。研究表明, 光合作用是植物生长的基础, 也是评价植物抗旱性强弱的重要指标之一^[26]。本研究中, 各品种生姜在干旱胁迫后 P_n 有不同程度的下降, 其中‘罗平小黄姜’ P_n 下降了 87.74%, 降幅最大; 而‘山东大姜’ P_n 一直保持较高水平, 且降幅最小, 说明‘山东大姜’在干旱胁迫下受影响较小、抗旱能力较强。

叶绿素是植物进行光合作用的物质基础, 对光能的吸收、转化和利用起着重要作用^[27]。本研究中, ‘凤头姜’‘罗平小黄姜’‘贵州小黄姜’在干旱胁迫后 Chla、Chlb 和 Chla+b 含量均显著降低, 而‘山东大姜’叶绿素含量没有显著差异。Car 是植物体中重要的抗氧化物质, 可以降低干旱给植物带来的氧化损伤。研究表明, 干旱会影响植物 Car 合成与降解的代谢平衡^[28]。韩同进等^[29]研究表明, 花生幼苗在不同程度的干旱胁迫下, 其叶片 Car 含量均显著降低。本试验结果显示, ‘贵州小黄姜’‘凤头姜’‘罗平小黄姜’‘竹根姜’叶片 Car 含量均显著下降, 而‘山东大姜’Car 含量无显著变化。由此推测在干旱条件下, ‘山东大姜’能较好维持 Car 代谢平衡, 耐旱性较强。

木质素主要存在于植物增厚的细胞壁中, 是构成植物细胞壁的关键物质之一, 对植物茎的刚度和强度至关重要^[30]。研究表明, 干旱胁迫下耐旱型玉米叶片木质素含量显著增加, 而敏感型品种的木质素含量无显著变化^[31]。本研究中, 对‘山东大姜’和‘罗平小黄姜’2 个品种的茎部组织进行石蜡切片染色发现, 干旱胁迫后的生姜茎部木质素沉积量增多, ‘山东大姜’茎部木质素沉积量高于‘罗平小黄姜’。木质素的积累加强了生姜茎秆强度, 保证了水分运输和营养运输, 同时茎秆木质部的疏水性能够减少水分在运输过程中径向散失。生姜作为浅根系植物, 在干旱胁迫下通过增加木质素沉积量, 加强植物自身茎秆抗压强度。因此, 木质素在生姜适应干旱胁迫中可能发挥了重要作用, 而‘山东大姜’能积累更多的木质素以应对干旱胁迫, 抵抗干旱胁迫能力较强。

评价植物的抗逆性不能通过单一指标判定, 应通过多个指标进行综合分析^[32]。本研究对 5 个生姜品种表型和生理生化指标进行测定, 通过主成分分析和隶属函数分析方法对其进行综合评价, 得出综合评价值 D 值并进行排名。5 个生姜品种的耐旱性从强到弱排序为‘山东大姜’‘凤头姜’‘贵州小黄姜’‘竹根姜’‘罗平小黄姜’。根据不同生姜品种对干旱胁迫的响应特性, 利用灰色关联度分析发现 G_s 、 P_n 和叶片黄化比例可作为判断生姜品种抗旱性的关键指标。

本研究中, 5 个生姜品种表现的抗旱能力不同, 遭受干旱胁迫时, 在气孔形态、光合及生理方面做出了响应, 能通过调节自身生理特性, 降低叶片水势以增加对土壤水分的吸收, 增加茎部木质素沉积量来加强自身茎秆强度以应对干旱胁迫。对干旱胁迫抗性较强的‘山东大姜’有望成为旱地生姜主栽品种, 可用于进一步的抗旱分子机制解析和抗旱生姜育种。

参考文献 References:

- [1] 于思敏, 罗永忠, 康芳明, 等. 干旱胁迫对紫花苜蓿生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(6): 1762–1771.
Yu S M, Luo Y Z, Kang F M, et al. Effects of drought stress on growth and chlorophyll fluorescence characteristics of *Medicago sativa* L. [J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(6): 1762–1771 (in Chinese with English abstract).
- [2] 拉本, 胡娟, 张旭萍. 干旱胁迫对植物生理的影响以及分子机制的响应研究进展[J]. 青海草业, 2022, 31(4): 31–35.
La B, Hu J, Zhang X P. Research progress on the effect of drought on plant physiology and the response of molecular mechanism [J]. Qinghai Prataculture, 2022, 31(4): 31–35 (in Chinese with English abstract).
- [3] 张明晓, 于森森, 苗安宁, 等. 4 个菊花品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价[J]. 林业与环境科学, 2023, 39(1): 81–89.
Zhang M X, Yu S M, Miao A N, et al. Physiological response and drought resistance evaluation of four *Dendranthema morifolium* under drought stress [J]. Forestry and Environmental Science, 2023, 39(1): 81–89 (in Chinese with English abstract).
- [4] 秦曼丽, 朱永兴, 刘续立, 等. 外源壳聚糖对干旱胁迫下生姜幼苗光合特性及水分代谢的影响[J]. 中国瓜菜, 2022, 35(9): 48–56.
Qin M L, Zhu Y X, Liu X L, et al. Exogenous chitosan affects photosynthetic characteristics and water metabolism of ginger seedling under drought stress [J]. China Cucurbits and Vegetables, 2022, 35(9): 48–56 (in Chinese with English abstract).
- [5] 刘亚楠, 陈晓娜, 郭跃, 等. 沙旱生灌木对干旱胁迫的响应研究进展[J]. 世界林业研究, 2023, 36(5): 21–26.
Liu Y N, Chen X N, Guo Y, et al. Research progress in response of sandy xerophytic shrubs to drought stress [J]. World Forestry Research, 2023, 36(5): 21–26 (in Chinese with English abstract).
- [6] 朱永兴, 王艳红, 尹军良, 等. 生姜杀虫活性成分在植物源杀虫剂中的研究现状[J]. 应用生态学报, 2023, 34(3): 825–834.

- Zhu Y X, Wang Y H, Yin J L, et al. Research status of ginger insecticidal components in botanical insecticides[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(3): 825–834 (in Chinese with English abstract).
- [7] 张慧, 于春霞, 戚九寒, 等. 乳山市生姜栽培中不利气象因素及其防御对策[J]. 南方农业, 2021, 15(26): 192–194.
Zhang H, Yu C X, Qi J H, et al. Adverse meteorological factors and countermeasures in ginger cultivation in Rushan city[J]. South China Agriculture, 2021, 15(26): 192–194 (in Chinese).
- [8] Gong M, Jiang D Z, Liu R, et al. Influence of high-temperature and intense light on the enzymatic antioxidant system in ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) plantlets[J]. Metabolites, 2023, 13(9): 992.
- [9] 陈小龙, 卫剑, 尹光庭, 等. 土壤水分对冬烟旺长期光合作用的影响[J]. 西南农业学报, 2021, 34(4): 739–746.
Chen X L, Wei J, Yin G T, et al. Effects of soil moisture on photosynthesis of winterly tobacco during vigorous growing stage[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(4): 739–746 (in Chinese with English abstract).
- [10] 刘硕, 樊仙, 全怡吉, 等. 干旱胁迫对甘蔗光合生理特性的影响[J]. 西南农业学报, 2022, 35(8): 1776–1785.
Liu S, Fan X, Quan Y J, et al. Effects of drought stress on photosynthetic and physiological characteristics of sugarcane[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35(8): 1776–1785 (in Chinese with English abstract).
- [11] 李港, 彭慧敏, 蔡小东, 等. 5个生姜品种对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价[J]. 南方农业学报, 2022, 53(8): 2196–2204.
Li G, Peng H M, Cai X D, et al. Physiological response of 5 ginger varieties to waterlogging stress and evaluation of their waterlogging tolerance[J]. Journal of Southern Agriculture, 2022, 53(8): 2196–2204 (in Chinese with English abstract).
- [12] 郭燕, 张树航, 李颖, 等. 中国板栗 238 份品种(系)叶片形态、解剖结构及其抗旱性评价[J]. 园艺学报, 2020, 47(6): 1033–1046.
Guo Y, Zhang S H, Li Y, et al. Studies on the leaf morphology, anatomical structure and drought resistance evaluation of 238 Chinese chestnut varieties (strains)[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 47(6): 1033–1046 (in Chinese with English abstract).
- [13] 王洁, 朱学栋, 孙冲, 等. 生姜品种对镉胁迫的生理响应及耐镉性评价[J]. 农业环境科学学报, 2023, 42(11): 2410–2421.
Wang J, Zhu X D, Sun C, et al. Physiological response and cadmium tolerance evaluation of ginger cultivars to cadmium stress[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2023, 42(11): 2410–2421 (in Chinese with English abstract).
- [14] 吴丽君, 李志辉, 杨模华, 等. 赤皮青冈幼苗叶片解剖结构对干旱胁迫的响应[J]. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3619–3626.
Wu L J, Li Z H, Yang M H, et al. Response of leaf anatomical characteristics of *Cyclobalanopsis gilva* seedlings to drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(12): 3619–3626 (in Chinese with English abstract).
- [15] 高利英, 邓永胜, 王晓歌, 等. 不同棉花品种种子萌发期耐旱性综合评价[J]. 山东农业科学, 2023, 55(4): 34–41.
Gao L Y, Deng Y S, Wang X G, et al. Evaluation on drought resistance of different cotton varieties at germination stage[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023, 55(4): 34–41 (in Chinese with English abstract).
- [16] 田小霞, 卫晓锋, 魏浩, 等. 6种牧草苗期耐旱性综合评价[J]. 干旱区研究, 2022, 39(3): 978–985.
Tian X X, Wei X F, Wei H, et al. Comprehensive evaluation of drought tolerance of six forage species at the seedling stage[J]. Arid Zone Research, 2022, 39(3): 978–985 (in Chinese with English abstract).
- [17] 徐东阳, 孙妍, 李伟峰, 等. 13个河南白芝麻品种单株产量与相关农艺性状的灰色关联分析及综合评价[J]. 种子, 2022, 41(10): 73–77.
Xu D Y, Sun Y, Li W F, et al. Comprehensive evaluation of agronomic traits and yield per plant of 13 sesame accessions in Henan by grey correlation analysis[J]. Seed, 2022, 41(10): 73–77 (in Chinese with English abstract).
- [18] Ahmad S, Kamran M, Ding R X, et al. Exogenous melatonin confers drought stress by promoting plant growth, photosynthetic capacity and antioxidant defense system of maize seedlings[J]. PeerJ, 2019, 7:e7793.
- [19] 曹林青, 钟秋平, 罗帅, 等. 干旱胁迫下油茶叶片结构特征的变化[J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 136–143.
Cao L Q, Zhong Q P, Luo S, et al. Variation in leaf structure of *Camellia oleifera* under drought stress[J]. Forest Research, 2018, 31(3): 136–143 (in Chinese with English abstract).
- [20] 张健龙, 易科, 张一岚, 等. 干旱胁迫对不同彩粒小麦苗期生长发育的影响[J]. 西北农业学报, 2020, 29(6): 842–850.
Zhang J L, Yi K, Zhang Y L, et al. Effects of drought stress on development of different colored wheat at seedling stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2020, 29(6): 842–850 (in Chinese with English abstract).
- [21] 王元基. 干旱对苹果品质的影响及其与糖代谢的关系[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
Wang Y J. Effects of drought on apple quality and its relationship with sugar metabolism[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2017 (in Chinese with English abstract).
- [22] 尹启琳, 郭丁预, 姜倩倩, 等. 干旱胁迫对不同小麦品种苗期抗旱生理指标的影响[J]. 烟台大学学报(自然科学与工程版), 2020, 33(3): 289–297.
Yin Q L, Guo D Y, Jiang Q Q, et al. Effects of drought stress on drought tolerant physiological indexes of different wheat varieties at seedling stage[J]. Journal of Yantai University (Natural Science and Engineering Edition), 2020, 33(3): 289–297 (in Chinese with English abstract).
- [23] 刘继龙, 曹冉, 曹晓强, 等. 黑土区免耕条件下减施氮肥对大豆光合特性和光合氮利用率的影响[J]. 东北农业大学学报, 2024, 55(3): 1–9.
Liu J L, Cao R, Cao X Q, et al. Effects of nitrogen reduction on photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen use efficiency of soybean under no-tillage conditions in black soil region[J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2024, 55(3): 1–9 (in Chinese with English abstract).

- [24] 符玉英. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 科技与创新, 2018(8):57-58.
Fu Y Y. Stomatal and non-stomatal limitation of photosynthesis in plant leaves under water stress[J]. Science and Technology & Innovation, 2018(8):57-58(in Chinese).
- [25] Muhammad I, Shalmani A, Ali M, et al. Mechanisms regulating the dynamics of photosynthesis under abiotic stresses[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 11:615942.
- [26] 高亚宁, 常娇, 李玉, 等. 干旱胁迫对茺菁苗期生理生化的影响及抗旱性评价[J/OL]. 分子植物育种. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230303.1347.009.html>.
Gao Y N, Chang J, Li Y, et al. Effect of drought on physiological and biochemistry of turnip seedlings and evaluation of drought resistance [J/OL]. Molecular Plant Breeding. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230303.1347.009.html>(in Chinese with English abstract).
- [27] 张玉玉, 王进鑫, 马戌, 等. 干旱后复水对侧柏幼苗叶绿素含量的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, 41(5):10-17.
Zhang Y Y, Wang J X, Ma X, et al. Effect of rewating on chlorophyll content of *Platycladus orientalis* seedlings after drought[J]. Journal of Southwest Forestry University(Natural Sciences), 2021, 41(5):10-17(in Chinese with English abstract).
- [28] 马静. 胡萝卜类胡萝卜素的分布与代谢机理及漆酶的鉴定与功能分析[D]. 南京:南京农业大学, 2017.
Ma J. The distribution and metabolism of carotenoid and the identification and functional analysis of laccases in carrot[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017(in Chinese with English abstract).
- [29] 韩同进, 吴继华. 干旱胁迫对花生光合色素含量、叶绿素荧光参数及根系活力的影响[J]. 现代农业科技, 2023(9):4-6.
Han T J, Wu J H. Effect of drought stress on photosynthetic pigments contents, chlorophyll fluorescence parameters and root activity of peanut[J]. Modern Agricultural Science and Technology, 2023(9):4-6(in Chinese with English abstract).
- [30] 陈微, 潘美红, 惠林冲, 等. 洋葱茎木质素含量测定与分析[J]. 浙江农业科学, 2023, 64(6):1553-1555.
Chen W, Pan M H, Hui L C, et al. Determination and analysis of lignin content in onion shoots[J]. Journal of Zhejiang Agricultural Sciences, 2023, 64(6):1553-1555(in Chinese).
- [31] Gao J, Zhang Y J, Xu C C, et al. Abscisic acid collaborates with lignin and flavonoid to improve pre-silking drought tolerance by tuning stem elongation and ear development in maize (*Zea mays* L.) [J]. The Plant Journal, 2023, 114(2):437-454.
- [32] 李王胜, 王雪倩, 尹希龙, 等. 甜菜种质资源苗期耐旱性综合评价[J]. 作物杂志, 2022(6):54-60.
Li W S, Wang X Q, Yin X L, et al. Comprehensive evaluation of drought tolerance of sugar beet germplasms at seedling stage[J]. Crops, 2022(6):54-60(in Chinese with English abstract).

责任编辑:范雪梅